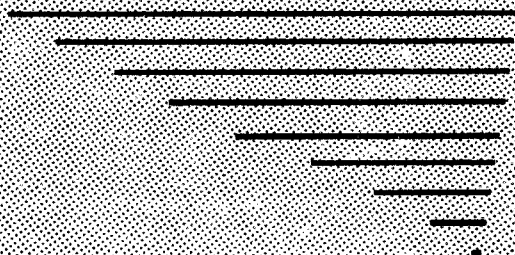


**ЭКОЛОГИЯ
И
ГЕНЕТИКА
ПОПУЛЯЦИЙ**



Министерство общего и профессионального
образования Российской Федерации
Марийский государственный университет
Кафедра ботаники, экологии и физиологии растений
Марийское отделение
Русского ботанического общества

ЭКОЛОГИЯ И ГЕНЕТИКА ПОПУЛЯЦИЙ

Йошкар-Ола
1998

**ББК Е081+Е046
Э400**

Под редакцией Л.А.Жуковой, Н.В.Глотова,
Л.А.Животовского

Рецензенты: акад. РАН, д.б.н., проф. Котов М.М.,
д.б.н., проф. Шорина Н.И., к.х.н., доц. Григорьев М.Г.

Печатается по решению редакционно-издательского
Совета Марийского государственного университета

Печатается при поддержке Российского Фонда
Фундаментальных Исследований (грант № 97 04-58001).

Э400 Экология и генетика популяций. - Йошкар-Ола:
Периодика, 1998. - 333 с.

Сборник научных материалов Всероссийского популяционного семинара посвящен вопросам популяционной экологии и генетики, в том числе разным аспектам внутривидовой биоразнообразия, медицинской генетики, теории эволюции, селекции растений и животных, проблемам сохранения и рационального использования природных ресурсов. Сборник предназначен для биологов и экологов широкого профиля, аспирантов и студентов биологических факультетов университетов и педагогических институтов.

ISBN 5-230-00510-6

ББК Е081+Е046

© Марийский государственный университет

© Жукова Л.А., Глотов Н.В., Животовский Л.А., редакция

ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННОЕ БИОРАЗНООБРАЗИЕ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ

Жукова Л.А.

Марийский государственный университет, Йошкар-Ола

Последнее десятилетие двадцатого столетия мировая научная общественность объявила десятилетием изучения биоразнообразия. После достаточно длительных дебатов биологи пришли к заключению, что следует рассматривать проблему биоразнообразия, по крайней мере, в трех аспектах: 1) ценоотическом - биоразнообразии экосистем, 2) таксономическом - видовое разнообразие, сохранение флористического богатства биоценозов различных территорий и 3) внутривидовом. Целью наших работ является изучение третьего аспекта проблемы. Принимая один из важнейших постулатов системного подхода о гетерогенности как основе устойчивости любой биосистемы, в том числе и популяции, необходимо достаточно детально анализировать все проявления внутривидового биоразнообразия. В настоящее время эта проблема решается чаще всего раздельно популяционными генетиками и популяционными экологами. Наш первый Всероссийский популяционный семинар - одна из немногих попыток объединить эти направления.

С позиций популяционной экологии сейчас достаточно широко вошла в научное сознание концепция дискретного описания онтогенеза, предложенная Т.А. Работновым (1950), а затем уточненная и более детально разработанная А.А. Урановым и его учениками (Уранов, 1967, 1975; Ценопопуляции растений, 1976, 1988). Поэтому изучением онтогенетического биоразнообразия в пределах любой популяции сейчас занимаются очень многие популяционисты-экологи в России и за ее пределами. Это связано, прежде всего, с тем, что в России появились центры популяционной ботаники. Прежде всего, сохранился и до сих пор работает Московский центр: Т.А.Работнов в МГУ и урановская школа в МПГУ. Этими вопросами занимаются в Архангельске, Екатеринбургe, Казани, Костроме, Новосибирске, Омске, Перми, Тамбове и Твери, а также на Украине: во Львове и Киеве, кроме того, есть много пединститутов и университетов в СНГ, где эта методика стала доступной и студентам, и преподавателям, и научным сотрудникам.

К настоящему времени описано более 400 видов семенных растений, у которых детально изучен онтогенез. Я думаю, что в этой аудитории нет необходимости излагать эту концепцию, потому что

многие из присутствующих ее широко используют в собственных работах, а другие знакомы с ней по многочисленным публикациям. Пожалуй, стоит напомнить, что наиболее важным критерием, используемым при выделении онтогенетических состояний, четко сформулированным еще А.А.Урановым (1975), является соотношение процессов новообразования и отмирания на разных этапах онтогенеза. Детали описания различных онтогенетических состояний, безусловно, различны для растений различных биоморф. Поэтому онтогенетическое биоразнообразие чрезвычайно велико, что нашло отражение в созданном кафедрой ботаники, экологии и физиологии растений МарГУ онтогенетическом атласе лекарственных растений. В нем представлено около полусотни видов (в основном, травянистых) растений, а также некоторые представители древесных и полудревесных растений. Среди них есть виды, изученные еще в начале 60-х годов, когда эта концепция только завоевывала права гражданства, и виды, которые описаны только в последнее десятилетие. В общей сложности сотрудниками нашей кафедры впервые описано более 80 видов, что составляет около 1/5 части всех изученных видов семенных растений. В настоящее время мы подготовили первый том онтогенетического атласа и проект его сидиромного издания. Это чрезвычайно важно для дальнейших научных исследований, в каких бы районах России или Земного шара они не проводились. Имея рисунки (схематические или более детальные) и диагнозы онтогенетических состояний у растений разных биоморф, любой специалист в области популяционной биологии, занимаясь онтогенетическим биоразнообразием в популяциях растений, будет иметь возможность сравнивать эти эталонные образцы онтогенетических состояний с тем, что он встретил в природных фитоценозах, описывая еще не изученные виды. Сейчас эта работа доступна студентам 1-го курса и даже школьникам, занимающимся углубленным изучением биологии.

Следовательно, мы можем сказать, что за последние 10-15 лет выработана универсальная методика выделения онтогенетических состояний и оценки онтогенетического биоразнообразия в популяциях растений.

Очень важно, что сейчас практически не осталось таких биоморф растений, для которых не были бы выделены онтогенетические состояния и не описан полный онтогенез. Оказалось, что эта концепция приложима и к спорофитам папоротников (Шорина, Державина 1985) и к лишайникам (Суетина и др., 1996).

Что дает оценка онтогенетического биоразнообразия? Прежде всего, это возможность установить, насколько жизнеспособна популяция, насколько она полночленна и полносоставна в тех или иных

сукцессионных рядах. Возрастные спектры, которые строятся как распределение онтогенетических групп, всегда показывают нам меру антропогенного и экологического воздействия. И мы можем, оценивая эти спектры, говорить о критическом или нормальном состоянии популяции. Очень часто в реальной ситуации мы встречаемся со спектрами неполночленными. Например, возрастные спектры подорожника большого могут быть двугрупповыми, трехгрупповыми, многогрупповыми и разорванными (Жукова, Ведерникова и др., 1996). Иногда в онтогенетических спектрах отсутствует центральная генеративная фракция, которая осуществляет самоподдержание ценопопуляций. Соотношение онтогенетических групп в этих спектрах позволяет использовать ранее предложенные классификации популяции (Работнов, 1950; Беклемишев, 1964; Жукова, Ермакова, 1967; Уранов, Смирнова, 1969). Л.Б.Заугольной (1976) было сформулировано представление о базовом спектре, который является модальным и отражает особенности жизненной формы и видовую специфику. Последние накладывают свой отпечаток на процессы самоподдержания популяций, омоложение их элементов и поэтому, оценивая дальность или близость к такому базовому спектру реальных популяций, можно достаточно точно оценить их состояние.

Когда генетики анализируют гетерогенность популяций, а экологи-демографы изучают онтогенетическое биоразнообразие, все равно полностью не удастся описать все проявления популяционного поведения, которое определяют не только активно функционирующие группы особей. Для популяций семенных растений не менее существенна организация банка семян. И если мы не выясним особенности его структуры, то не сможем изучить до конца популяционную жизнь любого вида. Этим вопросам были посвящены статьи Т.А. Работнова (1974), В.В. Петрова (1989). Исследования Л.А. Жуковой с сотрудниками (1997) доказали, что на самых первых этапах развития у семян, проростков и ювенильных растений прекрасно видна размерная и морфологическая поливариантность, а в р-ј группах, кроме того - поливариантность по темпам развития. Но самое удивительное, что в совершенно одинаковых экологических условиях прорастание семян разных видов может быть и одномоментным, и порционным, и в одном, и в нескольких сезонах. Сейчас невозможно описать все варианты поведения семян даже для одной ценопопуляции любого вида, а тем более для банка в целом. Это почти не затронутая область исследований, разрабатываемая на нашей кафедре.

Но не только онтогенетическое биоразнообразие определяет жизнеспособность популяций, ее адаптивные способности, возмож-

ность достаточно долго удерживать ту или иную территорию или захватывать новые.

Уже с 70-х годов 20 века, когда начались многолетние наблюдения, а материал стал собираться не только на временных площадках, но и с маркированных особей в посадках, посевах и в природных популяциях, оказалось, что онтогенетическое биоразнообразие - это верхний пласт внутривидовой гетерогенности у растений. Каждая онтогенетическая группа, на самом деле, оказывается достаточно дискретной и разделяется по целому ряду других параметров на более дробные группы. Это явление было отмечено в ряде работ популяционных экологов (Матвеев, 1975; Воронцова, Заугольнова, 1978; Жукова, 1979, 1986; Заугольнова и др., 1988). Более детальная классификация поливариантности развития была предложена Л.А. Жуковой (1986) и в дальнейшем несколько дополнена (Жукова, Комаров, 1990, 1991; Жукова, 1995).

Она включает два надтипа: 1) структурная поливариантность онтогенеза и 2) динамическая поливариантность онтогенеза. В первый входят: размерная, морфологическая поливариантность и поливариантность размножения и воспроизведения. Ко второму надтипу относятся: ритмологическая поливариантность и поливариантность онтогенеза по темпам развития.

Размерная поливариантность часто сопоставляется с мощностью, характеризующей виталитетные группы (рис.). Они были хорошо описаны лесоводами еще в начале века (Морозов, 1912, цит. по Морозов, 1930). В 80-е годы этот вопрос подробно обсуждался в работах Ю.А. Злобина (1989).

Почему сейчас, изучая травянистые растения, мы обращаем внимание на размерную поливариантность? Прежде всего потому, что при разной мощности и разных размерах, длительность возрастных состояний и пути онтогенеза могут оказаться различными.

Для подорожника большого С.В.Ведерниковой (1995) разработана 8-балльная шкала жизненности, использованная для оценки ценопопуляций в разных местообитаниях. В работе Л.И.Воронцовой с соавторами (1976) показано, как аэроксильный кустарник (*Anabasis aphylla*) может существовать на среднем, высоком или низком уровнях мощности, и имеет разные перспективы развития. Что это значит для популяции? Во-первых, ротация поколений будет разная; во-вторых, особи различного уровня жизненности будут иметь разные пути онтогенеза.

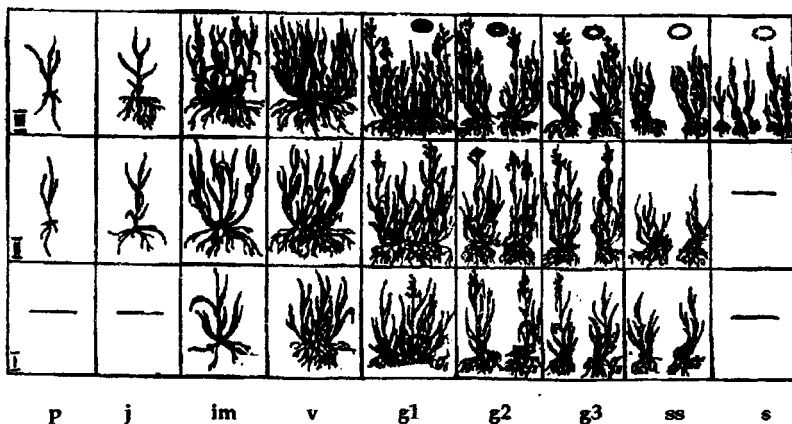


Рис. Размерная поливариантность ежи сборной (*Dactylus glomerata* L.). I-III - баллы жизненности; p-s - онтогенетические состояния

Вариабельность морфологических конструкций также может приводить к разным путям онтогенеза, что в настоящее время обнаружено у многих видов растений. Например, дерхенфельдия извилистая (*Lencherfeldia flexuosa* L.) - плотнoderновинный злак, часто встречающийся на вырубках северо-западных и северных районов Европейской части России. В этих местообитаниях его онтогенез ничем не отличается от онтогенеза степных плотнoderновинных злаков. Но если растения *L. flexuosa* попадают в условия затенения, под полог леса, то у них формируются достаточно длинные многолетние столоны, точнее, нечто среднее между корневищами и столонами (Жукова, 1979). Таким образом, моноцентрические плотнoderновинные злаки превращаются в столонообразующие дерновинные растения, от них отделяются раметы, способные к омоложению и происходит активное вегетативное размножение. Это совершенно иной тип онтогенеза, обеспечивающий другую популяционную жизнь. В основе всего этого лежит единственный морфологический механизм: увеличение нижних междоузлий побегов, превращающихся в столоны. Это можно считать крайним проявлением морфологической поливариантности, когда у одной особи одного вида может быть не один тип онтогенеза и разные биоморфы. Например, по не опубликованным данным Г.О.Османовой у подорожника ланцетолистного обнаружено три типа био-

морф: 1) короткокорневищное растение с высокой степенью омоложения рамет; 2) особи, в течение своей жизни сохраняющие главный корень, т.е. стержнекорневые, розеткообразующие растения, у которых отделение рамет, как и их омоложение происходит крайне редко; 3) особи, формирующие полицентрические системы, с интенсивным вегетативным размножением. Следовательно, у одного вида можно встретить особи с разными типами онтогенеза и разными способами размножения.

Наряду со структурной поливариантностью онтогенеза могут существовать и более мелкие проявления поливариантности - поливариантность морфогенеза отдельных органов растений (Жукова, Шестакова, 1995). Например, у валерианы лекарственной - изменение соцветий и листорасположения. Это можно назвать и проявлением изменчивости (Илющечкина, Жукова, 1996).

Изменчивость - общее чрезвычайно широкое биологическое понятие. Оно проявляется в способности к изменениям биосистем любого уровня организации и обозначает различные отклонения от модальных характеристик объектов. Принято выделять фенотипическую и генотипическую изменчивость, но в большинстве случаев без специальных генетических исследований мы не можем сказать, к которой из них принадлежит конкретный рассматриваемый случай изменчивости.

Поливариантность - это результат изменчивости биосистем. Поэтому можно говорить о размерной поливариантности пластид, сформировавшихся клеток постоянных тканей (например, эпидермиса, волосков и т.д.), поливариантности размеров побегов, почек и т.д., поливариантности размеров особей и рамет, клонов, популяционных локусов, ценопопуляций, популяции, биоценозов; о морфологической поливариантности листьев, побегов, цветков, соцветий и, вероятно о поливариантности биохимической и физиологической, пока еще слабо изученных.

Таким образом, поли-, или многовариантность описывает разнообразие того или иного признака биосистемы, определяющего состав, строение и функции.

Следующее понятие - поливариантность развития - также одно из проявлений общей поливариантности, относящейся к определенному этапу становления той или иной биосистемы., обязательным атрибутом которой становится фактор времени. Оно также применимо к разным уровням организации: например, поливариантность развития структур клетки, ткани (например, вторичной меристемы), органов (листа, побега, цветка, соцветия) и организмов (особей и рамет). В то же время этот термин может

быть использован для биосистем надорганизменного уровня: популяционных локусов, популяций, биоценозов.

И, наконец, поливариантность индивидуального развития или онтогенеза. Это понятие еще более узкое, чем предыдущее, так как относится только к организменному уровню - к особям и раметам, (т.е. к тем биосистемам, к которым можно применять термин "полный или неполный онтогенез" (Жукова, 1983; 1995) и к суборганизменному уровню - поливариантность развития органов, для которых целесообразно использовать термин "частный онтогенез". Поливариантность онтогенеза, как правило, приводит к изменению хода индивидуального развития особи или раметы и обеспечивает разнообразие путей онтогенеза.

Таким образом, из безбрежного океана изменчивости как свойства живой материи, мы выделяем изменчивость индивидуального развития и как результат - поли-, многовариантность онтогенеза.

Все структурные проявления поливариантности онтогенеза играют значительную роль для популяции и в большей степени изучены, чем динамическая поливариантность онтогенеза.

Когда начались наблюдения за маркированными особями, то очень скоро удалось обнаружить, что в ходе развития каждой особи изменяется алгоритм смены последовательных этапов онтогенеза. Онтогенетические состояния: проростки, ювенильные, иматурные, виргинильные растения, скрытое генеративное состояние, недавно выделенное Э.В.Шестаковой (1991), средневозрастное генеративное, старое генеративное, субсенильное, сенильное и отмирающее - это этапы нормального развития (табл. 1). Однако они осуществляются не всегда. Часто наблюдается задержка в развитии, например, в ювенильном или любом другом состоянии. Не менее часто происходит ускорение развития, причем оно частично реализуется за счет более краткого пребывания отдельной особи или раметы на разных этапах онтогенеза, и тогда онтогенез напоминает сжатую спираль. Но тоже ускорение может осуществляться за счет пропусков ряда онтогенетических состояний в прегенеративном, генеративном и постгенеративном периодах.

Одно из наиболее ярких примеров ускорения онтогенеза - цветение ювенильных и иматурных растений. Эта своеобразная неотения была обнаружена у многих видов, в том числе у *Plantago major*. Если наблюдения ведутся 5 или 6 раз за сезон, то могут возникнуть сомнения, что из-за недостаточной полноты наблюдений пропущены некоторые состояния. В 1996 году аспирант С.В.Бала-

хонов провел уникальный эксперимент, отмечая онтогенетические состояния каждый день. Поэтому никаких пропусков, в принципе быть не могло, тем не менее, такие формы с пропуском одного или двух, трех и более состояний были зарегистрированы.

Таблица 1

Типы динамической поливариантности онтогенеза

Типы онтогенеза	Последовательность этапов
Нормальная последовательность:	se-p-j-im-v-g0-g1-g2-g3-ss-s-sc-x
Задержка развития:	se-p-j-j-j-im-v-g0-g1-g2-g2-g3-ss-s-sc-x
Ускорение развития при пропуске состояний:	se-p-j-im-/-g0-g1-g2-g3-ss-s-sc-x
- прегенеративного периода	se-p-j-//g0-g1-g2-g3-ss-s-sc-x
- генеративного периода	se-p-j-im-/-g0-g1-/-g3-ss-s-sc-x
- трех периодов	se-p-j-/-g0-g1-/-g3-ss-/-x
Реверсии (омоложение)	
- короткие (неглубокое омоложение)	se-p-j-im-v-g0-g1-g2-g3-ss-g3-ss-s-sc-x
- средние (глубокое омоложение)	se-p-j-im-v-g0-g1-g2-g3-ss-g1-g2-g3-ss-s-sc-x
- длинные (глубокое омоложение)	se-p-j-im-g0-g1-g2-g3-ss-j-im-v-g1-g2-g3-ss-s-sc-x
Вторичный покой в периодах	
- прегенеративном	se-p-j-im-o-g1-g2-g3-ss-s-sc-x
- генеративном	se-p-j-im-v-g0-g1-o-g3-ss-s-sc-x
- постгенеративном	se-p-j-im-v-g0-g1-g2-g3-ss-o-s-x
- в двух	se-p-j-im-o-g1-g2-o-g3-ss-s-sc-x

Примечание: o-состояние вторичного покоя; x-отмирание, /-пропуск

Максимальное число пропусков, которое удалось обнаружить у *P.major*, *Valeriana officinalis* и других видов травянистых поликарпиков - это пять состояний, когда из прегенеративного периода растение сразу уходит в постгенеративный период. Но часто такому резкому переходу через несколько состояний предшествует состояние вторичного покоя, которое зарегистрировано во всех периодах. Бывают и такие случаи, когда растение на протяжении полного онтогенеза не однажды уходит в состояние вторичного покоя. Очень интересно, что Т.А.Работнов (1950), одним из первых описавший для травянистых растений состояние вторичного покоя, считал его достаточно редким явлением. Наши многолетние наблюдения на пойменных лугах европейской части России, показали, что это явление широко распространено у растений разного систематического положения и разных биоморф. В

качестве 5-го варианта динамической поливариантности описано явление омоложения или реверсии на более ранние этапы онтогенеза. Иногда может быть неглубокое омоложение, когда растение из субсенильного состояния переходит в старое генеративное, но часто наблюдается и более глубокое омоложение, когда раметы переходят в молодое генеративное состояние, и, наконец, чрезвычайно глубокое омоложение, когда растения, почти заканчивающие свой онтогенез, вновь становятся ювенильными. Этот переход совершает не вся особь, а конкретные отделившиеся раметы, в которых возникают дополнительные очаги меристемы, или просыпаются спящие почки.

Все многообразие проявлений поливариантности онтогенеза по темпам развития, в конечном счете, позволило нам с помощью компьютерной техники просчитать число путей онтогенеза, и оказалось, что у многолетних растений существуют десятки и сотни тысяч вариантов онтогенеза. На основании этих данных для растений разных биоморф была составлена таблица разрешенных и запрещенных переходов. Например, у стержнекорневых поликарпиков разрешенных переходов - 40%, а запрещенных - 60%, но у *Taraxacum officinale* (L.), который одновременно является факультативным корнеотпрысковым растением, уже несколько больше разрешенных переходов. Далее идет груша, объединяющая наземно-ползучие, плотнодерновинные и короткокорневищные растения, у которых омоложение рамет происходит в разной степени. Для ряда короткокорневищных растений, в том числе *Plantago lanceolata*, запреты составляют только 1/3. Когда растения испытывают стресс, например, воздействие гербицида 2,4Д сохраняется совсем немного запретов (табл. 2). Это связано с тем, что 2,4Д вызывает появление дополнительных придаточных почек и эффект омоложения становится большим даже у тех жизненных форм, для которых обычно реверсии не свойственны (Жукова, 1995).

Все это позволило нам совместно с коллективом Пушинской лаборатории моделирования фитоценозов, возглавляемой А.С.Комаровым, перейти к созданию машинных популяций растений. Для компьютерных имитационных моделей А.С.Комаровым были использованы материалы, собранные в природных ценопопуляциях и посадках *P. major*, заложены реальные вероятности перехода из одного состояния в другое. В результате проведен анализ динамики популяции подорожника большого с помощью имитационной модели. Базовые спектры построены по фактическому материалу, полученному в посадках, компьютерный вари-

ант - это машинная популяция, в которой конкретным растениям, точнее, каждой конкретной точке, которую мы принимаем за растение, было запрещено задерживаться в развитии. Из всех пяти классов динамической поливариантности был убран класс замедленного развития. В результате популяция быстрее старела, но самое главное, что наступало такое состояние, когда фактически

Таблица 2

Запреты и разрешения переходов из одного возрастного состояния в другое на протяжении полного онтогенеза моно*- и поликарпических** трав

№	Виды растений	Запрет		Разрешение		Жизненная форма
		абсолютное число	%	абсолютное число	%	
1	<i>Carum carvi</i>	58	90,6	6	9,4	малолетник*
2	<i>Plantago media</i>	40	62,5	24	37,5	стержнекорневая**
3	<i>Heracleum sibiricum</i>	39	60,9	25	39,1	—//—
4	<i>Eryngium planum</i>	39	60,9	25	39,1	—//—
5	<i>Pedicularis kaufmannii</i>	39	60,9	25	39,1	кистекорной полупаразит**
6	<i>Taraxacum officinale</i>	36	56,2	28	43,8	стержневая факультативно-корнеотпрысковая**
7	<i>Ranunculus repens</i>	33	51,6	31	48,4	наземно-ползучая**
8	<i>Deschampsia caespitosa</i>	30	46,9	34	53,1	плотнoderновинная**
9	<i>Dactylis glomerata</i>	30	46,9	34	53,1	рыхлoderновинная**
10	<i>Festuca pratensis</i>	29	45,3	35	54,7	—//—
11	<i>Ranunculus acris</i>	28	43,7	36	56,3	кистекорная**
12	<i>Plantago major</i>	27	42,2	37	57,8	—//—
13	<i>Sanguisorba officinalis</i>	23	35,9	41	64,1	короткокорневищная**
14	<i>Plantago lanceolata</i>	21	32,8	43	67,2	—//—
15	<i>Deschampsia caespitosa</i>	17	26,6	47	73,4	плотнoderновинная** при воздействии 2,4-Д
16	<i>Plantago major</i>	13	20,3	51	79,7	кистекорная** при воздействии 2,4-Д

от популяции остается всего одна-две онтогенетические группы постгенеративного периода, и только новое семенное возобновление восстанавливает популяционную волну. Следовательно, отсутствие задержки на разных этапах онтогенеза у растений в конечном итоге создает для многих популяций состояние, близкое к критическому.

Чтобы установить, является ли способность задерживаться в развитии или ускорять развитие наследуемым признаком или это адаптивная реакция онтогенеза на конкретные изменения условий, М.М.Паленовой (1991) были заложены экспериментальные посадки клевера ползучего в Пущинской теплице, на абсолютно выровненном экологическом фоне в разреженных посадках (без наложения фитогенных полей). В результате было установлено, что у клевера ползучего четко дифференцируются группы растений с замедленными, нормальными и ускоренными темпами развития, что определяет разные пути их онтогенеза.

Это дает основание предположить наличие генетических компонент для всех форм поливариантности темпов развития. В этом направлении все остальные проявления поливариантности индивидуального развития, требуют дальнейшего детального изучения. К сожалению, подобные генетические работы чрезвычайно редки. В качестве примера можно привести фенологические наблюдения М.М.Паленовой, проведенные в рандомизированных посадках клевера ползучего на экспериментальных участках лаборатории проф. Н.В.Глотова Института биологии СПбГУ, которые показали, что ритмологическая поливариантность, достаточно часто встречающаяся у разных видов, существует и у клевера ползучего, для которого четко выделяются несколько форм: 1) группа особей с предпочтительно ранним цветением; 2) растения, цветущие на протяжении всего вегетационного периода; 3) группа летне-осеннего цветения. Статистическая обработка материала дает основание предположить, что и в этом случае выделение ритмологических групп имеет генетическую основу.

Для того, чтобы решить, насколько все проявления разных типов поливариантности, действительно связаны с геномом, безусловно, необходимы более детальные объединения популяционно-экологических и генетических методов. В настоящее время, на наших участках выращивается более 25 видов лекарственных растений, мы перешли к посейным посадкам, когда можно точно анализировать однородный материал. Наконец, у нас есть такие посадки, в которых мы наблюдаем не за одним, а за двумя-тремя поколениями растений. Эти наблюдения у нас еще не завершены, поэтому рано говорить об их итогах, но нам представляется важным развивать это направление.

Чтобы описать внутривидовое биоразнообразие, недостаточно использовать только генетические методы. Сейчас стало очевидным, что не менее нужны оценки морфолога и популяционного эколога. Вероятно, если мы сумеем выделить призна-

ки-маркеры, которые помогут нам описать все проявления био-разнообразия, включая и онтогенетическое биоразнообразие, а также виталитетное, биоморфологическое и ритмологическое биоразнообразие, биоразнообразие по темпам развития и способам размножения, только тогда мы приблизимся к более полному пониманию популяционной жизни растений.

Беклемишев В.Н. Об общих принципах организации жизни // Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1964. - Т. 69, Вып. 2. - С. 22-38. *Ведерникова С.В.* Возрастно-виталитетная структура ценопопуляций подорожника большого в различных природных сообществах Республик Марий Эл и Горный Алтай. - Дипломная работа. Йошкар-Ола: МарГУ, 1995. - 190 с. *Воронцова Л.И., Гатцук Л.И., Ермакова И.М.* Жизненность особей в ценопопуляции / Ценопопуляции растений (Основные понятия и структура. - М., 1976. - С. 44-61. *Воронцова Л.И., Заугольнова Л.Б.* Мультивариантность развития особей в течение онтогенеза и ее значение в регуляции численности и состава ценопопуляций растений // Журн. общ. биол., 1978. - № 4. - С. 555-562. *Жукова Л.А.* Луговик извилистый / Биол. флора Московской области. - М., 1979. - С. 46-57. *Жукова Л.А.* Популяционная жизнь луговых растений. - Йошкар-Ола: РИИК "Ланар", 1995. - 224 с. *Жукова Л.А.* Онтогенез и циклы воспроизведения растений // Журн. общ. биологии, 1983. - Т. 44. - № 3. С. 361-374. *Жукова Л.А.* Поливариантность онтогенеза луговых растений / Жизненные формы в экологии и систематике растений. - М.: МГПИ, 1986. - С. 104-114. *Жукова Л.А., Ведерникова О.П., Файзуллина С.Я., Балахонов С.В., Максименко О.Е., Глотов Н.В.* Эколого-демографическая характеристика природных популяций *Plantago major L.*, // Экология, 1996. - № 6. - С. 445-452. *Жукова Л.А., Ермакова И.М.* Изменение возрастного состава луговика дернистого на пойменных и материковых лугах Московской области / Онтогенез и возрастной состав ценопопуляций цветковых растений. М.: Наука, 1967. С. -114-131. *Жукова Л.А., Комаров А.С.* Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений // Журн. общ. биол., 1990. - Т. 51, № 4. - С. 450-461. *Жукова Л.А., Комаров А.С.* Количественный анализ динамической поливариантности в ценопопуляциях подорожника большого при разной плотности посадок // Биол. науки, 1991. - № 8. - С. 51-66. *Жукова Л.А., Шабалин Л.И., Ведерникова О.П., Королев С.Е.* Биоразнообразие луговых фитоценозов в поймах рек М.Кокшага и Б.Ошпа / Состояние малых рек Республики Марий Эл. Межвузовский сборник. - Йошкар-Ола, 1997. - С. 52 - 55. *Жукова Л.А., Шестакова Э.В.* Морфологическая поливариантность онтогенеза подорожника большого // Бюлл. МОИП, 1995. - Т. 100, № 3. - С. 95-101. *Заугольнова Л.Б.* Типы возрастных спектров нормальных ценопопуляций растений / Ценопопуляции растений. - М.: Наука, 1976. - С. 81-92. *Злобин Ю.А.* Принципы и методы изучения ценотических популяций растений. - Казань: КГУ, 1989. - 146 с. *Илюшечкина Н.В., Жукова Л.А.* Онтогенез валерианы лекарственной в искусственных популяциях // Труды первой Всероссийской конференции по ботаническому ресурсоведению. - Санкт-Петербург, 1996. - С. 100. *Матвеев А.Р.* Большой жизненный цикл, численность и возрастной состав популяции тимофеевки луговой и тимофеевки степной: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. - М., 1975. - 25 с. *Морозов Г.Ф.* Учение о лесе. Введение в биологию леса - М., 1912. - Вып. 1. - 83 с. *Паленова М.М.* Эколого-генетический подход к исследованию искусственной популяции клевера ползучего / Популяции растений: принципы организации и проблемы охраны природы. - Йошкар-Ола, 1991. - С. 90-91. *Петров В.В.* Банк семян в почвах лесных фитоценозов европейской части СССР. - М.: МГУ, 1989. - 176 с. *Работнов Т.А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3, Геоботаника. М.-Л., 1950. - Вып. 6. - С. 77-204. *Работ-*

нов Т.А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии / Проблемы ботаники. - М.- Л., 1950.- Вып. 1. - С. 465-483. Работнов Т.А. Луговоедение.- М., 1974.- 384 с. Суетина Ю.Г. Жукова Л.А., Санникова Н.А. Онтогенез лишайника *Xantoria parietina* (L.) Th.Fr. / Труды I Всероссийской конференции по ботаническому ресурсо-ведению. СПб, 1996. - С. 101. Уранов А.А. Онтогенез и возрастной состав популяций (вместо предисловия) / Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений.- М., 1967. - С. 3-8. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки, 1975. - №. 2.- С. 7-34. Уранов А.А., Смирнова О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1969. - Т. 74. Вып. 1. - С. 119-134. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). - М.: Наука, 1976. - 216 с. Ценопопуляция растений (очерки популяционной биологии) / Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А., Комаров А.С., Смирнова О.В. - М.: Наука, 1988. - 184 с. Шестакова Э.В. Тмин обыкновенный / Изучение проблем популяционной экологии растений. Популяционно-онтогенетические аспекты экологического мониторинга: Отчет о НИР; - N ГР 01910056055. - Йошкар-Ола, 1991 - С.13-15. Шорина Н.И., Дер-жавина Н.М. Об особенностях онтогенеза и сезонного ритма многоножки обыкновенной (*Polypodium vulgare*) в разных эколого-фитоценологических условиях / Экологические и популяционно-онтогенетические исследования растений. - Саратов: СГПИ, 1995.